视觉线索受限环境导航中认知地图的动态加工机制

黄雷 1,2 张军恒 1,2 姬鸣 1,2

(1陕西师范大学心理学院,西安 710062)

(2)陕西省行为与认知神经科学重点实验室,西安 710062)

摘要 视觉线索受限环境中,视觉线索模糊和视野狭窄等因素会降低个体导航效能。认知地图凭借其灵活性和预览性的特点为导航提供支持,保证导航过程的连续性和准确性。研究分析了认知地图的构成要素及相关理论基础,提出了认知地图的构建和更新-校正两阶段动态加工机制及其对视觉线索受限环境中空间导航行为的影响。在构建阶段,个体通过多感官通道获取并整合空间信息形成认知地图;在更新-校正阶段,个体更新并校正空间心智模型和空间定向以实现空间导航,并全程受到元认知监控的调节。认知地图的动态加工机制厘清了推理、语言、元认知等认知加工过程如何支持视觉线索受限等环境中的空间导航行为,为未来探索空间导航能力训练、人机协同导航智能化等方面提供理论基础。

关键字 视觉线索受限环境,空间导航,认知地图,更新-校正阶段加工 分类号 B849

1 引言

空间导航是个体在导航过程中保持方向、识别位置以及规划路径的一种空间认知能力(Gallistel, 1989)。认知地图为空间导航提供了内部表征框架,它通过整合空间信息,包括路标位置、路径走向等,帮助个体在脑海中构建起对环境的整体认识,从而为空间导航奠定基础。空间导航作为人与环境交互的复杂认知行为,不仅需要个体具备较高的空间认知能力,还需要根据环境变化灵活调整导航策略,其中主要包含路线策略(route strategy)和定向策略(survey strategy)(Gärling et al., 1981)。路线策略以识别和记忆路标为主,如路标识别、路标序列记忆等;定向策略包含对环境的整体空间表征,如路径整合。目前,空间导航的相关研究多聚焦于视觉主导的地面环境,而随着人类对空天海等环境的不断探索,空间导航对个体空间认知能力提出了更高的要求。与视觉主导的一般导航环境不同,黑暗、夜航、低能见度以

收稿日期: 2024-04-08

通信作者: 姬鸣, E-mail: jiming@snnu.edu.cn

及封闭空间等视觉线索受限环境导航(navigation in visually cue-restricted environments)中,由于视觉线索模糊或缺失、环境信息不确定以及身体运动信息受限等因素,个体难以形成完整的空间表征,从而增加了空间导航的难度(Creem-Regehr et al., 2021)。理论上,认知地图(cognitive map)作为个体基于环境整体空间结构选择环境线索构建独立于自身存在的全景地图,有助于规划路线和修正错误路线(吴文雅, 王亮, 2023; Ishikawa & Zhou, 2020)。然而,视觉线索受限环境中的空间导航机制尚不明确,特别是个体在视觉线索缺乏的情况下如何通过整合环境线索构建认知地图,以及在环境变化后如何更新和校正认知地图。基于此,本研究回顾了空间导航中认知地图的相关研究,结合视觉线索受限环境导航的特征阐述了认知地图的动态加工机制,旨在探讨这一机制如何支持空间导航,以提升个体在视觉线索受限环境中的导航能力。

2 认知地图的构成要素与表征

Wolbers 和 Hegarty(2010)提出的空间导航加工模型总结了个体在空间导航过程中涉及的环境空间线索和个体空间认知能力,提出了空间表征的离线表征和在线表征两种形式。基于该模型,结合个体在空间导航中面临的环境特征和认知特点,本研究归纳了认知地图所包含的构成要素,并系统梳理了认知地图中各要素组织形式的相关理论。

2.1 认知地图的构成要素

从空间导航的人-环境交互的视角出发,认知地图的构成要素可划分为两大类:以环境特征为主的环境要素和以个体认知加工过程为主的认知要素。环境要素可进一步根据空间环境知识分为以路线知识为主的路标视觉要素、路标语义特征、路标有效性等,和以定向知识为主的路标可见性、空间轴向、空间边界和转弯/交叉路口等。而认知要素以情境记忆(episodic memory)和事件(event)为主,本研究中所提及的"事件"这一概念代表个体在不同时空点下与情景记忆密切相关的状态。图 1 总结了认知地图构成要素的总体分类,以下是对两类要素的详细阐述。

环境要素中,个体通过单独或叠加使用各要素识别路标的独特性,从而形成路线知识。路标以视觉要素(如颜色、形状等)为主,其中包含丰富的感知觉信息。Ishikawa 和Nakamura(2012)的研究表明,人们会倾向于将面积较大、色彩饱和度较高的建筑物视为路标,这种偏好会影响路线选择。除了视觉线索外,听觉信息、前庭觉等感知觉提供的线索也能作为路标提高个体导航绩效(Wunderlich et al., 2023; Gao et al., 2021; Jabbari et al., 2021; Karim et

al., 2018)。此外,路标的语义特征赋予了路标独特性,这一特征通常包含文化与历史因素 (Nuhn & Timpf, 2018)。例如,博物馆和体育馆等功能性建筑物或具有历史价值的旧址或天坛 等均可作为路标。不同地理位置的路标也展现出其独特性,例如,Ishikawa 和 Nakamura(2012) 发现,交叉路口的建筑物常被作为路标,而在陌生环境中,个体对这些路标的识记率更高 (Yesiltepe et al., 2021)。个体对路标的偏好以识别有效路标为目的,若记忆中的路标与真实环 境不一致则容易产生迷失感。以路线知识为主的环境要素多以离散形式存在,以定向知识为 主的环境要素连接离散的构成要素,帮助个体构建整体空间表征。根据路标的可见性,路标 可分为整体路标(global landmark)和局部路标(local landmark)两类(Yesiltepe et al., 2019)。山脉、 大厦等可以从远距离观测到的路标为整体路标,而仅在少部分地区或近距离才能观察到的路 标为局部路标,个体能够通过判断整体路标与局部路标的位置关系来确定自己在空间中的位 置。然而,对于整体路标和局部路标对认知地图影响作用的研究结果尚无定论。部分研究认 为局部路标有效支持个体空间导航,但也有研究提出整体路标在基于认知地图的导航中更为 重要(Credé et al., 2020; Meilinger et al., 2014)。此外,空间轴向作为环境特征要素之一,也会 影响个体构建认知地图。 空间框架理论(spatial framework)提出,个体以自我中心参考框架表 征空间信息,并通过头脚轴、前后轴和左右轴三个轴定位物体,其中识别头脚轴最为容易, 识别左右轴最为困难(Pitt et al., 2022)。另外, 空间边界会调节环境几何表征并分割沿途发生 的事件从而影响个体对空间环境的情景记忆。例如,人们容易将同一房间内的信息组块记忆 (Hao et al., 2020; Brunec et al., 2018)。路口将连续路线分割为路线片段储存于空间记忆中, 路线间的方位分布构成了认知地图的空间基础,分离的路线片段也能够在认知地图的基础上 灵活重组,构成新的空间表征(Nardi et al., 2020; Brunec et al., 2018; Bonasia et al., 2016)。

认知地图不仅包含环境表征等环境要素,还涉及导航情境中与个体状态相关的信息,即认知要素。首先,情境记忆是一个具有重要影响的认知因素。已有研究表明,海马和内侧颞叶参与认知地图构建,其中内侧颞叶与情景记忆有关。场景构建理论(scene construction theory)认为,海马(hippocampus, HC)支持个体构建复杂空间情景,这些情景可作为"脚手架"帮助个体整合经验并补充细节(Maguire & Mullally, 2013)。其次,导航中的事件也会影响认知地图的表征。Sheldon等(2018)发现,存在不同的认知机制支持事件和场景表征的构建,其中事件表征通过情景记忆支持环境要素结构化。由于事件反映个体在环境中的一系列状态,使空间导航具备时空特性(Teghil et al., 2019),本研究也将时间知觉纳入"事件"中加以考虑,这一点在认知神经的研究中也得以证明。Ekstrom 和 Ranganath(2018)认为海马是围绕空间和时间组织经验的灵活且结构化的系统,帮助个体实现多模态整合以支持从空间导航到情景记忆的多

种认知功能。其中,海马 CA1 接受来自内嗅皮层(entorhinal cortex, ERC)的信息传入以支持基于多种任务和行为状态下的记忆和空间导航(Priestley et al., 2022)。另外,情绪也被证明能够影响个体对认知地图的表征。情绪会影响个体对路线线索的空间记忆效率(Chan et al., 2014)。

综上所述,认知地图中的各要素并非孤立存在,而是相互结合、共同影响空间导航。例如,研究发现,在使用导航辅助软件时,赋予路标情感线索的听觉叙述能够促使个体更多地使用第一视角地图进行导航(Lanini-Maggi et al., 2021)。基于此,本研究简要梳理了有关认知 地 图 表 征 形 式 的 相 关 理 论 ,旨 在 解 释 这 些 要 素 间 的 相 互 作 用 机 制 。

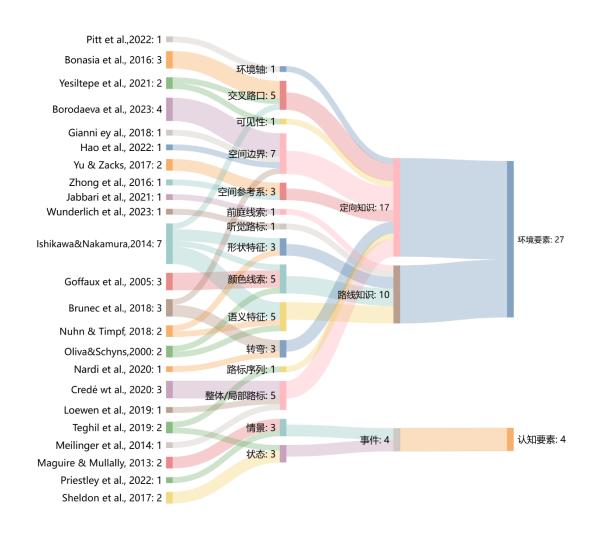


图 1 认知地图构成要素文献桑基图

2.2 认知地图要素组织形式

认知地图通过反映对环境的完整表征来支持空间导航,但这一表征过程往往存在认知扭曲。欧式空间表征、认知图谱和 Spacecog 模型等理论均探讨了个体如何在认知地图中组织

环境要素。Bellmund等(2018)提出的认知空间理论在总结环境要素组织形式的同时整合了认知要素,构建了包含抽象概念的空间表征形式。下文详细阐述了各个理论的内容。

2.2.1 认知地图中的空间信息整合方式

路标学习与路径整合是两种基本的空间信息整合方式。一方面,路标学习通过个体对路标与目标位置关系的判断以及路标序列的记忆形成空间关系联结(李丹,杨昭,2015)。Wang等(2014)提出,个体在不同环境的导航中会形成三种路标知识:引导性的路标知识、位置识别的路标知识和路标序列知识。引导性的路标知识和位置识别的路标知识主要用于判断自身、路标与目标之间的空间关系,而路标序列知识则涉及个体对路标间空间关系及其顺序的编码。对于部分简单路线,个体仅需记忆路标间的序列关系即可完成导航,但当路标序列包含空间度量信息时,路标序列知识则比一般的序列记忆更加复杂。另一方面,路径整合是个体通过身体运动产生的前庭觉和本体觉(统称为 idiothetic 信号)收集运动方向与距离信息以记录个体相对位移的过程(Anastasiou et al., 2023; Renault et al., 2018)。Wang等(2016)提出了路径整合的计算机制,认为人类在空间导航中会使用多个路径积分器(path integrator)来追踪路标在环境中的位置。例如,当个体从 A 导航至 B 时会建立从 A 到 B 的路径积分器 A,并不断更新其位置;而从 B 移动到 C 时,则会建立和更新路径积分器 B。路径整合计算并连接多个路径积分器并储存于长时记忆中。但仅依赖路径整合系统会累积路径整合错误(Wang, 2016)。因此,整合过程还需路标知识参与以纠正累积的路径错误,路径的度量信息会与其他路标信息一同纳入认知地图。

2.2.2 欧式空间表征和认知图谱

研究者认为,通过路标学习和路径整合构建的认知地图更符合以表达地理环境信息为主的欧式空间表征形式,该表征支持个体识别方向、寻找捷径(Wang et al., 2016)。部分认知神经研究支持了这一观点。研究发现,内嗅皮层和海马中的位置细胞(place cell)和网格细胞(grid cell)编码空间位置和方位信息,神经元相互协调形成空间记忆和空间导航所需要的神经回路,构建导航定位系统,进而在脑内形成认知地图(郑丽等, 2023)。对导航过程中海马前部和内嗅皮层活动的监测显示,内嗅皮层支持欧式距离编码,该区域内网格细胞的多个放电场为空间表征提供环境坐标系(Howard et al., 2014)。在 fMRI(Doeller et al., 2010)、单神经元活动(Jacobs et al., 2013)和颅内θ波振荡(Maidenbaum et al., 2018)的研究中均发现了网格细胞支持欧式度量空间表征的证据。然而,个体对空间信息的组织方式可能会产生认知扭曲,即使空间表征不完全符合欧式表征,个体仍能识别路标间的空间位置关系,研究者将这种表征空间信息的形式称为认知图谱(cognitive graph)(Peer et al., 2021; Meilinger et al., 2018; Bruncc et al.,

2017; Chrastil & Warren, 2014)。认知图谱将部分路标的空间位置标记为节点(node),节点间以链接(links)的形式组织,链接仅表示节点间导航必要的动作序列和度量信息(Warren, 2019)。因此,认知图谱可看作是转换导航状态的特定动作序列集合。认知神经的相关研究显示,海马中的位置细胞将空间和时间划分为不同片段(Wang et al., 2020; Bulkin et al., 2020),按照经验的层次结构进行编码以表示环境要素之间的图式关系(Sun et al., 2020; Baraduc et al., 2019)。Bicanski 和 Burgess(2020)总结了与海马相关的研究后提出了向量编码细胞在空间认知中的作用及编码机制,指出多种类型的向量编码细胞(如边界向量细胞、对象向量细胞和路标向量细胞)在远离感觉外围的脑区中编码环境中的距离和方向信息。这些细胞通过相互连接和参考框架转换支持了自我定位、记忆和导航规划等空间认知功能。可见,个体对空间环境的表征形式可能存在一定结构性,底层结构以欧式表征表示空间度量信息,上层结构实现空间认知加工。

2.2.3 Spacecog 大尺度空间认知神经计算模型

Burkhardt 等(2023)提出了名为 Spacecog 的大尺度空间认知神经计算模型,解释了人类 的多个脑区间如何相互作用并通过空间记忆表征物体位置(图 2)。该模型整合了三个独立 的神经计算模型,分别为物体识别和物体探测的注意模型(Beuth, 2019)、扫视空间知觉模型 (Bergelt & Hamker, 2019)和空间记忆和表象模型(Bicanski & Burgess, 2018)。这些模型通过结 合物体记忆与视觉感知对应个体的编码及心理想象过程。编码过程中,代理(agent)通过特征 注意进行视觉搜索,改变了视觉皮层 V4/IT 区域上对象细胞的反应曲线。同时,V4/IT 信息 驱动额眼区(frontal eye field, FEF)进行目标选择, 而相关空间信息则通过顶内沟外侧壁(lateral intraparietal cortex, LIP)进行空间视觉转换并将信息从眼中心参考框架转换为头中心参考框 架,随后在顶叶窗口(parietal window, PW)与环境信息相结合,通过后扣带回转换回路 (retrosplenial transformation circuit, RSC/TR)最终将空间信息转换为世界中心参考框架。空间 信息在长时记忆中被编码至内侧颞叶(medial temporal lobe, MTL)中的吸引子网络(attractor network)。在表征心理意象的过程中,利用物体识别通过基于线索的记忆检索机制在 MTL 中 重新激活先前编码阶段的神经模式,此时,神经模式中包含编码过程中代理的空间信息(包 含物体间的相对位置信息和相对于环境的绝对位置信息)。这些模式被用于空间导航,并通 过 RSC 和 LIP 再次将空间信息从世界中心的参考框架转换为以眼为中心的参考框架,从而 在 FEE 中进行注意力控制。该模型较全面地涵盖了认知地图构建过程中从视觉识别到空间 表征记忆的过程,视觉与记忆在认知地图中的紧密联系能够帮助个体准确有效地重新定位先 前编码过的物体。

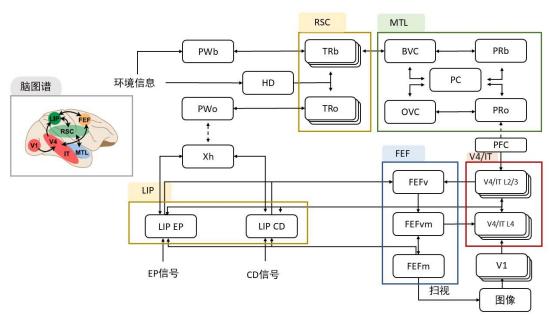
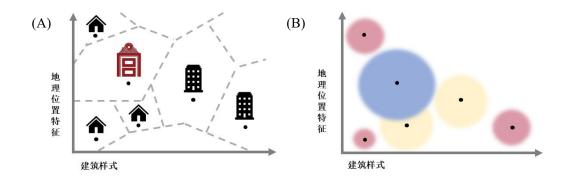


图 2 Spacecog 大尺度空间认知神经计算模型(详解见附录)

图片改编自 Burkhardt 等(2023)。

2.2.4 认知空间

上述表征形式均聚焦于认知地图对空间环境信息的物理表征,但越来越多的研究者认为 认知地图不仅涵盖空间环境信息,还包含与导航过程相关的具有时序性的事件序列和与行动 相关的抽象概念(Bellmund et al., 2018; Park et al., 2020)。Bellmund 等(2018)提出认知空间 (cognitive space)是由刺激的多种质量维度(包括物理特征如位置、方向和抽象特征如颜色、 形状)构成的空间表征形式(图3)(Gardenfors, 2004)。刺激根据不同维度的特征值在认知 空间中定位。具体来说,认知空间是由满足几何约束(如邻近性和等距性)的各维度所构成 的空间, 其中每个刺激根据其在相关维度上的特征值被定位在认知空间中的特定位置。刺激 的概念属性界定为相关领域内的凸区域(convex region),即在某一维度上,若设定两点的坐 标为 x 和 y,则该区域内的任意点都包含于该区域内。基于概念属性的定义,概念原型位于 区域核心, 其他相关点则根据与核心概念的距离分布在不同位置。通过欧式度量的连续空间 Voronoi 镶嵌,空间中所有对象的位置被离散化从而更接近概念原型,形成凸区域(Gardenfors, 2004; Bellmund et al., 2018)。在这种框架下,属性构成了概念的最简单形式。个体可基于凸 区域对己有概念进行归纳推理。具体来说,如果两个刺激 x 和 y 存在共同属性,则推断位于 x 和 y 区域间的其他刺激也具有相同属性,复杂属性则由多个领域和其他相关联信息组成。 概念则可根据多个领域中的凸区域以显著性加权。例如,在表征"故宫"时,其概念由地理位 置特征、文化属性和建筑样式等多个凸区域共同定义。HC-EC 系统中的处理机制作为人类 高级认知的通用格式支持认知空间(Bellmund et al., 2018)。例如,位置细胞群的放电场提供个体周围环境的空间表征,网格细胞的六边形对称放电模式通过提供环境坐标系支持空间导航(Hafting et al., 2005)。位置细胞和网格细胞可能是用于映射经验维度的通用机制,这一机制下,位置细胞支持个体搜索并定位由内嗅网格系统支持的认知空间中的刺激。位置细胞与网格细胞的放电场随啮齿类动物海马背腹轴的延伸而增大(Stensola et al., 2012),这与认知空间在不同粒度下的映射相契合,反映了知识层次或嵌套概念的多尺度表征。另外,位置细胞和网格细胞在重建过程中的序列活动以及θ波振荡的参与,使得个体能够通过激活不同位置的神经元序列来模拟移动轨迹(Trettel et al., 2019; Buckner et al., 2010),从而支持空间导航和其他适应性行为。认知空间的几何定义通过各维度之间的关系允许个体灵活地推理和处理信息。通过将位置细胞和网格细胞的编码映射到认知空间的多个质量维度,相似的刺激根据其在相关维度上的特征值被定位在认知空间中的相近位置,而不相似的刺激则被放置在较远的位置。这种映射机制使大脑能够基于几何约束进行推理,并支持复杂的高级认知功能。对认知空间的研究揭示了个体如何利用特定功能细胞的连续多尺度编码映射空间,该系统赋予了个体灵活表征不同结构的环境并通过时间序列模拟空间轨迹的能力。



2.2.5 欧式空间、认知图谱和认知空间的异同

认知地图反映个体对环境空间的认识。欧式空间、认知图谱和认知空间分别探讨了个体对环境的表征形式,但各概念包含内容的侧重点有所不同,表 1 列举了各概念及其表征形式。欧式空间将环境信息纳入全局坐标系中,侧重于对环境空间度量信息的表征(Peer et al., 2021),表征形式类似"地图",支持个体有效判断物体间距离及相对方向。而认知图谱则不使用任何空间坐标系,即使欧式空间表征出现认知扭曲,个体依然能够了解路标之间的拓扑结构(顺序和连接性)(Lynch, 1960)。而无论是欧式空间还是认知图谱,都仅从空间信息的角度解释了认知地图各要素的表征形式,但众多研究表明认知因素如标志性事件、时间知觉等会影响人们对环境的表征(Sheldon & El-Asmar, 2017; Teghil et al., 2019)。认知空间在环境表

征的基础上将抽象概念纳入其中以更完整且灵活的形式表现空间导航,该理论的优点是支持个体在表征空间环境信息的同时将导航中的相关"事件"作为一个凸区域存在,使个体能够随时提取相关事件以便规划路线。

表 1 构成要素组织形式的相关概念

| | 概念 | 来源 | 表征内容 |
|------|---|-------------------------|-----------------------|
| 认知地图 | 依赖重要线索构建出的独立于自身而 存在的环境全景地图 | Tolman, 1948 | 空间环境信息的物理表征 |
| 认知图谱 | 是对空间环境的灵活表征,它允许个体 在导航过程中理解和记忆路线网络 | Chrastil & Warren, 2014 | 仅包含节点和链接的动作序列集合 |
| 认知空间 | 由刺激的物理特征(如位置、方向)和 抽象特征(如颜色、形状)的多组质量 维度构成的空间表征形式 | Bullmund et al., 2018 | 反映知识层次或嵌套概念的多尺度 表征 |

3 认知地图在视觉线索受限环境导航中的动态加工机制

一般导航中,个体依赖视觉线索进行路径整合以构建认知地图。视觉线索蕴含丰富的空间信息,能够提供较为准确的距离、方向和物体位置信息,从而显著提升个体空间定位和空间导航的准确性。然而,在视觉线索受限环境导航中,因视觉线索缺失或模糊、视敏度下降和视野狭窄等问题,个体对距离、方位等空间信息的判断能力受到削弱(Creem-Regehr et al., 2021)。同时,由于缺乏视觉反馈校正路径整合过程,容易累积路径整合误差,进而导致导航失败,降低导航信心。认知地图作为反映环境空间特征的全景地图为个体提供必要的环境空间信息。在视觉线索受限的环境中,个体对认知地图的依赖程度相比一般导航环境更高(Cheung et al., 2012)。这一点在啮齿类动物的研究中得到了支持。研究表明,小鼠在黑暗环境中依赖路径整合感知周围环境(Cheung et al., 2012)。在人类导航,尤其在视觉线索受限的环境下,认知地图承担了更多功能。除提供基本环境信息外,个体需要主动整合多感官信息以更新和校正认知地图,强调了认知地图动态加工中更新和校正环境线索的重要性。同时,元认知监控在整个更新和校正过程中起着至关重要的作用,它使个体能够评估和调整自己的空间信息处理策略。本节详细阐述了认知地图在视觉线索受限环境导航中的动态加工机制,重点探讨了从空间心智模型角度出发的认知地图更新-校正阶段。图 4 为认知地图在视觉线索受限环境中的认知加工机制示意图。

3.1 空间心智模型

个体在探索环境后形成的认知地图旨在客观、全面地反映环境信息。在自由探索空间的

过程中,人们偏好选择连接性强的路径构建认知地图,并通过回访已探索的路线来校验各路径间的关系,确保认知地图的准确性(Brunec et al., 2023)。因此,在构建阶段,认知地图以反映空间环境的物理特征为主,其表征形式更接近欧式空间,例如对距离和方向的精确表示。Widloski和 Fiete(2014)的网格细胞发展模型将网格细胞网络的发展划分为可塑性阶段和活动阶段。在可塑性阶段,个体整合远近环境线索为大脑提供环境和距离信息,从而支持构建认知地图的欧式空间表征。认知地图的更新-校正阶段中,空间心智模型(spatial mental model)以认知空间为基础。空间心智模型能够整合特定事件的时间、空间和个体相关特征等信息,具有抽象特征(Noordzij et al., 2006),支持个体在视觉线索受限环境中综合环境特征与认知因素理解环境信息。如前所述,认知地图的构成要素不仅包含环境要素,还包含认知要素,这要求空间心智模型不仅需要表征环境中的各类要素,还需有效地整合认知要素。这一过程对个体的认知资源提出了较高要求。基于此,我们认为,认知空间凭借其高效的表征方式,在视觉线索受限的环境中更具导航适应性。据此,本研究推测,视觉线索受限环境导航中,认知地图的动态加工在空间心智模型中进行,并且这一加工过程以认知空间为认知基础。

3.2 认知地图在视觉线索受限环境中的更新-校正

空间导航开始后,认知地图由静态离线表征转换为动态在线表征的同时,表征内容随环境改变而变化(Eilam, 2014)。在视觉线索受限环境导航中,个体依赖认知地图进行定位与路径规划,并持续更新与校正环境信息以确保空间信息的准确性。该阶段中,首先要求个体保持对自身运动方向的认识,空间更新为此提供认知基础。一般导航中,空间更新机制自动发生,路标和空间边界等环境线索促进这一过程(Borodaeva et al., 2023; Meyerhoff et al. 2011)。视觉线索受限环境的导航中,即使缺乏视觉信号输入,听觉、本体觉和前庭觉提供的信息也足以支持空间更新(肖承丽, 刘传军, 2014; Gramann et al., 2021; Pasqualotto & Esenkaya, 2016)。例如,当人们的身体运动方向改变超过 90°,前庭线索提供的自我运动信息支持空间更新(Gramann et al., 2021)。换言之,个体可以利用多感官信息来弥补缺失的空间环境信息,并对空间心智模型中的相关信息予以更新。在该过程中,个体主动参与以完成认知地图中的空间更新(肖承丽, 刘传军, 2014)。

视觉线索受限环境的导航中,认知地图的空间更新不仅涉及在线表征形式的变化,还与空间更新策略的选择密切相关。空间更新策略分为连续更新和构型更新。连续更新以自我为中心,通过自我运动信息动态调整自身位置。研究表明,认知地图的在线更新通常基于自我中心参考框架,并受限于工作记忆容量(Lu et al., 2020)。然而,随着环境规模的增加,这种偏好自我中心参考框架的表征倾向会发生变化。个体在较大尺度环境(如城镇)中倾向于采

用构型更新,即基于环境中心参考框架计算自身在认知地图中的位置和环境朝向,同时表现 出指北倾向从而获得更高的导航精度(Frankenstein et al., 2012; Wiener et al., 2011; Navratilova & McNaughton, 2014; Zhong & Kozhevnikov, 2016)。这种空间策略的变化体现出了认知地图 的灵活性,该特征在视觉线索受限的环境中尤为重要。虽然个体通常依赖连续更新策略进行 导航,但在特定情境下(如视觉线索缺乏或环境发生变化时),构型更新策略会被激活,以 帮助个体更好地识别环境全貌并调整导航路线。盲人的空间感知研究也表明,在没有视觉线 索时,个体更多依赖听觉刺激输入并通过自我中心参考框架进行空间定位,这也支持了在视 觉线索受限环境导航中连续更新策略的有效性(Vercillo & Gori, 2016)。然而, 当个体察觉到 环境线索与认知地图之间存在偏差或导航目标发生变化时,个体需要提取认知地图中的空间 心智模型重新规划导航路线,此时的空间更新策略也随之转换为构型更新策略。通过这种方 式,个体能够高效地完成空间更新,并在视觉线索受限的环境中灵活应对变化。因此,视觉 线索受限环境导航要求个体能够灵活转换空间更新策略。而要实现这种策略的灵活转换并非 易事,其中个体在视觉线索受限环境导航中进行空间更新所面临的主要挑战是选择性注意问 题。由于缺乏直观的视觉刺激,导航者难以分辨环境中的噪声并确定关键导航目标,导致导 航效率显著降低。此外,视觉线索受限环境导航任务涉及更多的认知活动,这不仅消耗了更 多的注意资源(Barhorst-Cates et al., 2016), 也对认知资源的高效利用提出了更高要求。尽管 构型更新策略能提升导航精度,但其对认知资源的需求更大,因此需要通过更节省认知资源 的方式表征环境信息。由此可见,认知地图在视觉线索受限环境中的表征方式不同于普通导 航,个体可能倾向于采用以认知空间为基础的空间心智模型来灵活表征环境信息。

认知地图在更新-校正阶段的另一重要作用是支持导航的路线规划。一般环境导航中,个体以启发式方法结合空间环境特征如地形、路线复杂性等规划路线(Frame et al., 2023)。这些环境特征往往以视觉输入为主导。然而,在视觉线索受限环境中,视觉线索不足往往会削弱导航信心,从而导致个体在导航过程中更加依赖认知地图以确保顺利完成路线规划,该过程中,空间心智模型能够为空间导航的路线规划提供支持。从认知地图中抽象出的空间心智模型不仅映射环境结构,更融合了导航者对导航过程的潜在风险评估以及导航者的个性偏好与经验。得益于其高度的灵活性和动态性,它能够有效地协助个体做出空间决策(Perelman et al., 2017)。部分认知神经学的研究也为此提供了支持。Park等(2020)的研究将海马和内嗅皮层(entorhinal cortex, EC)在空间表征中的作用扩展至推理抽象空间信息中。HC 和 EC 对空间导航、定位和情景记忆中的作用已较为明确(Ekstrom & Ranganath, 2018)。在眶额皮层(orbitofrontal cortex, OFC)的研究中发现,OFC 反映刺激在认知地图中的任务空间位置而非

物理空间位置,并且海马和 OFC 都参与了基于模型的推理过程,使原本独立的刺激可以相互关联。Park 等(2020)对比了环境认知地图和抽象社会结构认知地图的神经活动后认为,大脑会运用相同的神经系统来表征连续空间,以便对抽象空间里离散客体间的关系进行编码,并且借助空间心智模型反映动态系统的时间关系以描述推理过程(van Ments & Treur, 2021)。认知地图在视觉线索受限环境导航中具备独特优势,即通过预览功能帮助个体验证路线的正确性,进而提升导航信心(Hersh, 2020)。鉴于空间心智模型中的信息以抽象信息为主并涉及到推理,主观经验可能会对空间心智模型产生影响。因此,空间心智模型存在显著的个体差异,这也能够解释在视觉线索受限环境中个体表现出的导航绩效差异。

基于语言在表象的形成过程以及日常导航经验中的作用,语言也是辅助视觉线索受限环境导航的重要因素之一。计算机领域的相关概念可用于解释该因素在视觉线索受限环境导航中的作用。计算机领域中,研究者通常将导航看作视觉与语言导航(Vision-and-Language Navigation, VLN),该过程要求代理理解自然语言指令、感知视觉世界,并执行导航操作以到达目标位置。这种任务的挑战在于,代理需要不断接收新的视觉信息,并将其与指令对齐(Chen et al., 2021)。Chen 等(2022)提出的机器学习模型将导航过程分为两个模块,第一个模块是以视觉线索为基础并随时间更新的拓扑映射模块,第二个模块为全局动作规划模块,利用图形转换器捕捉跨模态的视觉与语言关联,从而引入与图形相关的拓扑知识以增强图形编码。据此推断,在视觉线索受限环境的导航中,个体同样会在空间心智模型中借助语言信息来更新自身的位置并进行逻辑推理,确保即使环境中视觉线索不足也能有效地进行空间导航。

一般环境导航中,环境线索的整合与冲突发生在认知地图校正阶段。个体根据目标将环境线索与已有认知地图进行比对,由自上而下的注意编码将注意力分配给特定空间区域。线索一致时进行线索整合,巩固认知地图的参数细节。若线索不一致则出现线索冲突,个体需要校正认知地图的错误信息。视觉线索受限环境中空间信息的校正更多依赖个体跨通道的空间认知能力,在该过程中需要将来自不同感觉通道的信息重建为心理表征,再判断各种信息的有效性。最终在已构建的认知地图上补充和整合信息以符合真实环境。

3.3 视觉线索受限环境中的空间定向

从认知加工机制上看,个体在视觉线索受限环境导航中主要依赖其他感官通道信息完成 空间定向,例如听觉、触觉和本体觉等。听觉信息分为非言语信息与言语信息,两者在空间 导航中提供的信息有所不同。非言语信息指能够辅助个体完成空间导航的无语义声音刺激, 如帮助盲人判断路线距离、分辨目标物间的位置方向、识别环境整体布局和对环境的几何特征进行编码以实现空间重定向等(Ottink et al., 2022a; Nardi et al., 2022)。言语信息因内含语义信息,所涉及的认知加工过程更为复杂。一方面,有研究认为言语信息可能会干扰空间记忆(Antony & Bennion, 2023);另一方面,也有研究指出言语信息能够提供空间边界或关键路标等具体的空间信息以帮助个体形成空间表征(Peacock & Ekstrom, 2019;Santoro et al., 2020)。

触觉的相关研究发现, 盲人利用触觉地图能够形成准确的认知地图并顺利完成导航任务, 而正常被试在蒙眼条件下也能够形成准确的认知地图(Brayda et al., 2019; Ottink et al., 2022b)。 然而, 在跨模态的相关研究显示, 个体在跨通道处理触觉信息时, 会分散注意力从而对导航造成干扰。例如, 触觉振动会干扰短时记忆, 并影响个体的语言序列回忆(Marsh et al., 2023)。

在黑暗环境中,个体依赖前庭觉估计自身运动速度,并结合时间感知更新位移距离 (Kaski et al., 2016)。然而,在缺少环境线索的情况下,定向知识有限,空间定向较为困难。 例如,飞行员在高空中缺少视觉线索。同时,在惯性力的作用下前庭觉、本体觉等感知觉难以提供准确信息,容易导致空间定向错误(游旭群, 2017)。

由此可见,在视觉受限环境导航中,仅利用单一的通道信息并不足以支持个体判断空间方向,还需通过多感官整合综合加工各感官通道信息。该过程通过前庭觉获取自身运动信息并感知方向(Cornell & Bourassa, 2007; Liu et al., 2023); 听觉获取与"远近"相关的空间感知,提供事件与环境信息或估计距离以帮助个体实现空间定向(Kolarik et al., 2016); 嗅觉提供特定环境或人的信息(Raithel & Gottfried, 2021)。个体大脑的视觉、听觉和躯体感觉皮层接受来自各个通道的刺激信息并投射到高级联合皮质中进行多感官整合,并在此过程中不断获取、挑选和加工新的信息构建和完善认知地图(Meijer et al., 2017; Medendorp & Selen, 2017)。通常,视觉在多感官整合中占主导地位,视觉皮层的神经元直接响应听觉刺激(Meijer et al., 2017)。同时,压后皮质(retrosplenial cortex)接收到来自视觉皮层的信号强度较其他感觉皮层更强,这一过程与多个处理空间信息的脑区形成了重要的神经网络(Zingg et al., 2014)。在视觉线索受限环境导航中,初级视觉皮层对前庭神经刺激做出反应,光线变化也会影响初级视觉皮层的神经活动(Keshavarzi et al., 2023)。此外,多感官整合增强神经对弱刺激的反应,并通过选择性注意将有效信息整合在认知地图中(Grillini et al., 2019)。这些机制可能构成了视觉线索受限环境中多感官整合的生理基础。

飞行员在飞行活动中的环境为典型的视觉线索受限环境,对飞行员空间定向的研究能够一定程度上为视觉线索受限环境导航中的空间定向研究提供解释。观察者模型(observer models)对飞行员的空间定向做出了系统解释,该模型认为个体会比较预期和实际的感官反

应来调整运动状态估计。该模型包含三个部分,内部模型是大脑内部假设的动态系统模型,用于预测感官输入;感官输入系统用于感知来自前庭系统(如半规管和耳石器官)的加速度和角速度信息、视觉和体感信息;最后比较预期反应与实际反应,将内部模型预测的感官输入与实际测量的感官输入比较后得到误差信号(Williams et al., 2021)。Voros 等(2024)在基于观察者模型的基础上加入了变化的视觉线索,提出了增强型定向感知模型以更全面地解释前庭和视觉线索在自我运动感知中的作用。该模型提出当视觉线索可用时,自我运动感知状态会维持 10 秒。当视觉线索被移除时,感知到动态变化大约需要 30 秒。在此基础上,增强定向感知模型添加了低通滤波器以捕捉视觉线索可用性突然变化后的自我运动感知状态,解释了在没有视觉线索时个体反应的变异性。两种模型均从飞行员高空飞行的角度解释了个体的空间定向机制。

空间定向研究领域中长期困扰研究者的问题之一是空间迷失(spatial disorientation),尤其在视觉线索受限环境中,空间迷失是导致空间导航失败的首要原因。Knierim 和Hamilton(2011)认为个体空间迷失的根本原因可能是认知地图失效(例如在没有墙壁等空间边界的黑暗环境)或未能使用视觉路标更新个体的位置和方向。迷失效应表明,方向感的丧失会导致个体降低对物体的绝对定位准确性和相对定位准确性,但对房间角落等空间边界的影响较小。换言之,房间内物体的空间排列依赖于短暂的空间表征,而房间的几何形状则依赖于持久的空间表征(Wang & Spelke, 2000)。此外,空间迷失可能也与个体使用的参考框架相关。研究者认为盲人与常人在定位准确性方面存在的差异与个体是否有效使用心理想象策略和灵活转换参考框架有关(Santoro et al., 2020)。当个体采用环境中心参考框架时,环境中的各要素较为稳定地存在于认知地图中。相比之下,个体通过心理旋转能力使用自我中心参考框架,这使认知过程更易受到主观因素影响的同时增加了认知负荷(Macauda et al., 2019)。

3.4 元认知在视觉线索受限环境导航中的作用

空间心智模型和空间定向均要求个体在认知层面进行深层次加工。特别是在个体面临空 天海等视觉线索受限环境中时,一般导航经验难以直接迁移应用,这无疑会对个体的导航信 心产生负面影响。因此,在视觉线索受限环境的导航中,元认知的作用尤为重要。元认知 (meta-cognition)是反思和调节认知过程的能力,被视为提高个体学习能力的关键因素,它包 含了一系列认知策略和自我调节机制。元认知主要包括监控和控制两个方面:元认知监控指 个体对自己认知能力的评估和学习效果的认识,元认知控制指采取具体行动以调整认知状态 和学习进程。例如,当个体意识到自己未能全面记住环境表征(监控)时,可能会选择重新 学习环境(控制)。Mason等(2022)虽已指出元认知在路线学习中的重要性,但未详细阐述其具体作用机制。本研究深入探讨认知地图在这一过程中的作用,并提出在个体构建的空间心智模型中同样存在着元认知监控机制。如前所述,空间心智模型不仅包括对空间结构的理解,也包含了对环境结构和路标抽象概念的认识。此外,该模型也支持了个体实现认知地图在视觉线索受限环境导航中独特的预览功能。个体在利用空间心智模型对空间导航过程进行推理和判断时,往往涉及到助记线索(mnemonic cues)。助记线索指个体的主观体验,包括处理或检索信息的难易程度(Koriat, 1997)和对位置的不确定性(Keller et al., 2020)。例如,个体在返回起点时感到不确定就是一种助记线索。这种在空间导航时的主观体验可能是元认知监控在空间心智模型中发挥作用。

在空间定向的相关研究中,空间迷失往往伴随着丰富的主观体验。Fernández Velasco 和 Casati(2022)建立的与空间迷失相关的语料库揭示了个体处于迷失状态时会伴随焦虑、无助、困惑、孤立无援和孤独感等情绪体验。空间迷失的产生往往源于定向过程中的认知缺陷。为了脱离迷失状态,个体会采取各种行为来应对这些认知缺陷。在此过程中,元认知监控不仅能够识别空间迷失的状态,还具备评价和调节功能。因此,Fernández Velasco 和 Casati(2022)将空间迷失也看作元认知过程的一部分以解释迷失引发的情绪体验和迷失体现出的评价和调节功能。综上,结合个体在视觉线索受限环境中所提取的空间心智模型也具备预览和调节

功能,我们提出,相较于一般导航情境,元认知在视觉线索受限环境导航中参与程度更深。

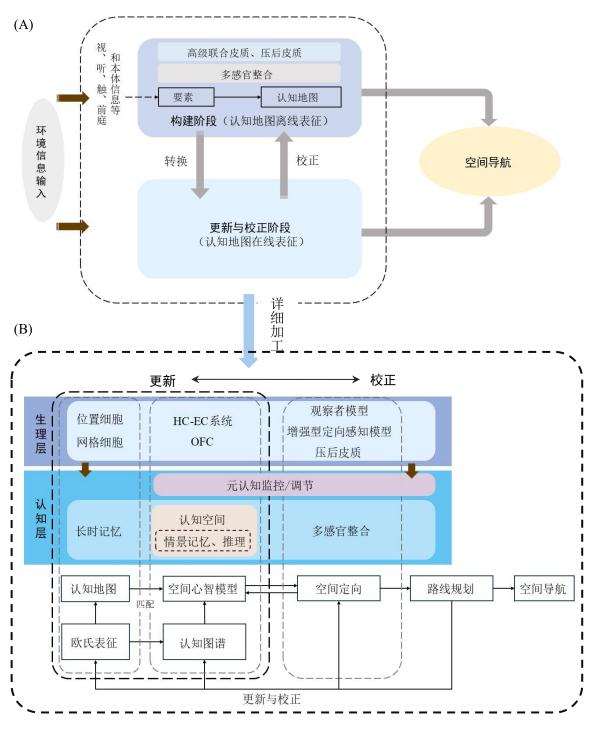


图 4 认知地图在视觉线索受限环境中的认知加工机制示意图

注: (A)认知地图的两阶段加工论;(B)认知地图在更新-校正阶段中的认知加工过程。

4 讨论与展望

4.1 认知地图动态加工机制的理论意义

本研究探讨了认知地图如何支持个体在视觉线索受限环境中的导航行为。首先,研究阐

明了空间心智模型在认知地图动态加工机制中的重要性与作用,并进一步揭示了认知地图表征形式如何随环境变化而变化。认知地图如何表征一直是研究者希望厘清的内容。尽管有学者提出不同的表征形式间能够共存,但并未阐明两种表征如何共存。本研究提出,当个体以认知地图为基础导航时,会在基于欧式表征的认知地图的基础上匹配适当的空间心智模型以规划导航路线,其中,空间心智模型以认知空间的形式表征。这一观点明晰了不同表征形式之间的关系。其次,本研究在梳理了相关研究后,将推理、记忆、语言等高级加工过程纳入认知地图的动态加工机制中,更全面地阐述了个体在视觉线索受限环境导航中的认知加工过程,也进一步厘清不同高级加工过程如何支持复杂的空间导航行为。最后,本研究以动态视角分析了认知地图在空间导航中的认知加工机制,突破了将认知地图视为大脑中的静态"地图"这一传统观念,进一步揭示了个体空间导航行为的内在机制。此外,以往认知地图的相关综述详细总结了认知地图的认知基础。本研究在前人坚实的研究基础上,围绕认知地图在视觉线索受限环境导航中的作用展开,通过对比视觉线索受限环境导航与一般环境导航的不同突出了认知地图在特殊环境中的重要作用。

4.2 认知地图动态加工机制的实践意义

首先,研究者可以从空间心智模型在认知地图中的作用机制出发,优化人与导航辅助软 件之间的人机交互设计或人机协同导航。例如,在自动驾驶领域,将表象显示、情景记忆线 索提醒、元认知监控具象化等理念融入智能导航系统的设计中,可以显著提升个体的空间导 航绩效。其次,本研究提出的认知地图动态加工机制对于提高个体在视觉线索受限环境下的 导航表现具有重要价值。在航天、航海、潜水等特殊环境中,职业人群(如航海员、潜艇驾 驶员) 常常面临无法依赖视觉线索的情况, 这限制了个体获取外部视觉信息的能力。在这种 情况下,个体必须依赖内部认知地图和导航辅助仪器进行导航。通过对个体进行训练,使其 有效运用并更新认知地图的能力得到提升,尤其是将不同感官线索整合到空间心智模型之 中,这样个体即便处于视觉线索缺失的环境里,也能够准确判断自己的位置并明确导航方向。 例如,在模拟训练中,个体可以通过反复练习视觉线索缺失的复杂情境,灵活运用认知地图 进行空间推理和决策。此外,空间迷失是飞行任务中的一个重大安全隐患,特别是在视觉线 索受限环境中,这类问题更易导致飞行事故。例如,2021 年美国国家运输安全委员会公布 的科比空难调查显示,造成空难的根本原因是飞行员违规飞入云层,在迷雾中迷失方向从而 出现了空间定向障碍。因此,通过对飞行员进行认知地图使用的相关训练,提高飞行员在视 觉线索不足时整合其他感官信息 (如前庭觉、本体觉) 来校准认知地图的能力可以显著降低 空间迷失的风险。与此同时,元认知监控训练不仅能够帮助个体识别空间迷失状态,还能引

导其通过自我评估及时调整导航策略,从而在面对迷失时保持镇定,避免情绪波动对判断和 决策产生不利影响。通过训练,个体能够在复杂环境下维持稳定的空间定向,进而提升导航 准确性。最后,本研究中提出的认知地图的动态加工机制也能够帮助解决个体在视觉线索受 限环境导航中的难点。通过利用认知地图中的空间心智模型,个体可以根据已有的飞行数据 进行认知推理,进而重新规划导航路线,避免因失去导航信号而导致操作失误。例如,当无 人机的视觉或无线电信号消失时,操作员可以使用认知地图中的信息对环境和飞行器状态进 行推理,结合空间心智模型的抽象推理能力,确保无人机安全返航或完成既定任务。

4.3 未来研究展望

4.3.1 基于空间心智模型的空间导航加工机制探索

本研究在探讨认知地图的动态加工机制时,特别强调了空间心智模型的作用,并详细讨论了认知地图表征形式间的差异与联系。在此基础上,研究者可进一步探索个体如何利用空间心智模型进行路线规划或寻找捷径。例如,通过城市街道网络熵(entropy of city street networks)衡量城市与乡村地区居民的导航能力后发现,在城市街道网络熵较低的城市长大的居民在布局规则的电子游戏关卡中表现更好,而在城市外或街道网络熵较高的城市长大的居民在熵值较高的电子游戏关卡中表现更出色。这表明,环境特征对个体的空间导航能力有显著影响(Coutrot et al., 2022)。这可能与个体处理不同空间心智模型的策略相关。另外,从认知神经科学的角度继续探索这一认知机制也能够更好地理解人类的空间导航行为。

4.3.2 认知地图动态加工机制视角下空间导航绩效的提升

目标导向的导航需要个体规划导航路线,认知地图可能参与其中。因此,通过提升认知地图的构建和使用能力,可以增强其动态加工能力,从而显著提高空间导航的表现。此外,在认知地图支持空间定向的研究中发现,个体在一般环境导航中偏好使用自我中心参考框架认识自己与物体间的空间关系(Mou et al., 2006),而在路线规划等活动中,则偏好使用客体中心参考框架。盲人导航相关研究中发现,由于视觉经验缺失,无论是一般导航还是规划路线,盲人都偏好使用自我中心参考系的认知地图(Martolini et al., 2020),利用客体中心参考系的空间表征能够更好地帮助盲人导航者掌握整体空间信息。在视觉线索受限环境导航中,个体受以往经验影响偏好使用自我中心参考系表征空间,但因缺少帮助定向的路标线索或其他视觉线索导致定向失败。因此,提升个体定向和灵活切换参考框架切换的能力可能是提升空间导航绩效的关键。另外,本研究提出空间迷失与个体的元认知水平相关,如何从元认知角度提高个体空间定向水平也是未来研究方向之一。

4.3.3 基于认知地图动态加工机制下人机协同导航的应用研究

随着城市环境变得越发复杂,人们也越来越依赖导航辅助软件,一些特殊环境更是涉及到人机协同导航,即人类结合机器算法设计导航路线。在这样的背景下,要实现有效空间决策的关键挑战在于,人类和算法会使用不同的机制来解决空间问题,这导致他们面对不同的空间问题会产生不同的解决方案。算法生成的答案与人类空间心智模型之间的不一致性会引发人机系统中人的工作负荷提高,从而影响人机信任(Perelman et al., 2017)。因此,通过考虑个体在不同环境中空间心智模型的变化以及认知地图在其中的动态加工特点,设计更符合人类认知特点的导航辅助系统以帮助人类实现复杂环境导航,减轻个体认知负荷的同时提高导航效能。

5 小结

从探索认知地图机制的研究取向来看,当前研究已从早期的认知加工衍生到认知神经机制。无论是路径整合、空间更新的形成机制,还是认知地图与导航行为关系的研究成果,都促进了研究者对空间导航中认知地图加工机制的了解,在实践中提升了空间导航行为绩效。个体构建和运用认知地图的差异是空间导航能力差异的原因之一(Ishikawa et al., 2020; Ishikawa & Montello, 2006; Weisberg, 2015)。特别是在视觉线索受限的环境下,导航对个体的空间认知能力提出了更高的挑战。综合现有研究成果,我们对认知地图在视觉线索受限环境下的动态加工机制进行了系统的阐述,并提出认知地图以构建和更新-校正两阶段支持空间导航,为将来进一步揭示视觉线索受限环境中空间导航能力训练提供理论支持,同时为未来人机协同导航系统的智能化提供重要依据。

参考文献

- 李丹, 杨昭宁.(2015). 空间导航: 路标信息和路径整合的关系. 心理科学进展, 23(10), 1755 1762.
- 吴文雅, 王亮.(2023). 认知地图及其内在机制. 心理科学进展, 31(10), 1856 1782.
- 游旭群. (2017).飞行空间定向. 见 游旭群(编), *航空心理学——理论、实践与应用*(pp.20-61). 浙江: 浙江教育出版社.
- 郑丽, 王玲, 杨佳佳, 郑晨光.(2023). 阿尔茨海默病转基因动物认知地图损伤的细胞-网络机制. *生理学报*, 75(05), 1-23.
- 肖承丽, 刘传军.(2014).对想象环境的空间更新. 心理学报, 46(09), 1289 1300.
- Anastasiou, C., Baumann, O., & Yamamoto, N. (2023). Does path integration contribute to human navigation in large-scale space? *Psychonomic Bulletin & Review*, 30(3), 822 842.
- Antony, J. W., & Bennion, K. A. (2023). Semantic associates create retroactive interference on an independent spatial memory task. *Journal of Experimental Psychology-Learning Memory and Cognition*, 49(5), 701 713.
- Baraduc, P., Duhamel, J. R., & Wirth, S. (2019). Schema cells in the macaque hippocampus. *Science*, 363(6427), 635 639.
- Barhorst-Cates, E. M., Rand, K. M., & Creem-Regehr, S. H. (2016). The effects of restricted peripheral field-of-view on spatial learning while navigating. *PloS one*, *11*(10), e0163785.
- Beuth, F. (2019). Visual attention in primates and for machines-neuronal mechanisms (Doctoral dissertation, Dissertation, Chemnitz, Technische Universität Chemnitz, Germany.
- Bergelt, J., & Hamker, F. H. (2019). Spatial updating of attention across eye movements: A neuro-computational approach. *Journal of Vision*, 19(7), 10.
- Bellmund, J. L., Gärdenfors, P., Moser, E. I., & Doeller, C. F. (2018). Navigating cognition: Spatial codes for human thinking. *Science*, 362(6415), eaat6766.
- Bicanski, A., & Burgess, N. (2018). A neural-level model of spatial memory and imagery. elife, 7, e33752.
- Bicanski, A., & Burgess, N. (2020). Neuronal vector coding in spatial cognition. *Nature Reviews Neuroscience*, 21(9), 453 470.
- Bulkin, D. A., Sinclair, D. G., Law, L. M., & Smith, D. M. (2020). Hippocampal state transitions at the boundaries between trial epochs. *Hippocampus*, 30(6), 582 595.
- Buckner, R. L. (2010). The role of the hippocampus in prediction and imagination. *Annual review of psychology,* 61(1), 27 48.
- Burkhardt, M., Bergelt, J., Gönner, L., Dinkelbach, H. Ü., Beuth, F., Schwarz, A., ... & Hamker, F. H. (2023). A

- large-scale neurocomputational model of spatial cognition integrating memory with vision. *Neural Networks*, 167, 473 488.
- Borodaeva, Z., Winkler, S., Brade, J., Klimant, P., & Jahn, G. (2023). Spatial updating in virtual reality for reproducing object locations in vista space-boundaries, landmarks, and idiothetic cues. *Frontiers in Psychology*, 14, 1144861.
- Bonasia, K., Blommesteyn, J., & Moscovitch, M. (2016). Memory and navigation: Compression of space varies with route length and turns. *Hippocampus*, 26(1), 9 12.
- Brayda, L., Leo, F., Baccelliere, C., Vigini, C., & Cocchi, E. (2019, October). A refreshable tactile display effectively supports cognitive mapping followed by orientation and mobility tasks: A comparative multi-modal study involving blind and low-vision participants. Paper presented at the meeting of Proceedings of the 2nd Workshop on Multimedia for Accessible Human Computer Interfaces (pp. 9 15), New York, NY.
- Brunec, I. K., Javadi, A.-H., Zisch, F. E. L., & Spiers, H. J. (2017). Contracted time and expanded space: The impact of circumnavigation on judgements of space and time. *Cognition*, 166, 425 432.
- Brunec, I. K., Moscovitch, M., & Barense, M. D. (2018). Boundaries shape cognitive representations of spaces and events. *Trends in cognitive sciences*, 22(7), 637 650.
- Brunec, I. K., Nantais, M. M., Sutton, J. E., Epstein, R. A., & Newcombe, N. S. (2023). Exploration patterns shape cognitive map learning. *Cognition*, 233, 105360.
- Chrastil, E. R., & Warren, W. H. (2014). From cognitive maps to cognitive graphs. PLoS ONE, 9(11), e112544.
- Chan, E., Baumann, O., Bellgrove, M. A., & Mattingley, J. B. (2014). Negative emotional experiences during navigation enhance parahippocampal activity during recall of place information. *Journal of cognitive* neuroscience, 26(1), 154 164.
- Cheung, A., Ball, D., Milford, M., Wyeth, G., & Wiles, J. (2012). Maintaining a cognitive map in darkness: the need to fuse boundary knowledge with path integration. *PLoS Computational Biology*, 8(8), e1002651.
- Chen, S., Guhur, P. L., Schmid, C., & Laptev, I. (2021). History aware multimodal transformer for vision-and-language navigation. *Advances in neural information processing systems*, 34, 5834 5847.
- Chen, S., Guhur, P. L., Tapaswi, M., Schmid, C., & Laptev, I. (2022). Think global, act local: Dual-scale graph transformer for vision-and-language navigation. In *Proceedings of the IEEE/CVF Conference on Computer Vision and Pattern Recognition* (pp. 16537 16547).
- Creem-Regehr, S. H., Barhorst-Cates, E. M., Tarampi, M. R., Rand, K. M., & Legge, G. E. (2021). How can basic research on spatial cognition enhance the visual accessibility of architecture for people with low vision?

- Cognitive Research: Principles and Implications, 6(3), 1 18.
- Credé, S., Thrash, T., Hölscher, C., & Fabrikant, S. I. (2020). The advantage of globally visible landmarks for spatial learning. *Journal of Environmental Psychology*, 67, 101369.
- Cornell, E. H., & Bourassa, C. M. (2007). Human non-visual discrimination of gradual turning is poor. *Psychological Research*, 71(3), 314 321.
- Coutrot, A., Manley, E., Goodroe, S., Gahnstrom, C., Filomena, G., Yesiltepe, D., ... & Spiers, H. J. (2022). Entropy of city street networks linked to future spatial navigation ability. *Nature*, 604(7904), 104 110.
- Doeller, C. F., Barry, C., & Burgess, N. (2010). Evidence for grid cells in a human memory network. *Nature*, 463(7281), 657 661.
- Eilam, D. (2014). Of mice and men: Building blocks in cognitive mapping. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 47, 393 409.
- Ekstrom, A. D., & Ranganath, C. (2018). Space, time, and episodic memory: The hippocampus is all over the cognitive map. *Hippocampus*, 28(9), 680 687.
- Fernández Velasco, P., & Casati, R. (2020). Subjective disorientation as a metacognitive feeling. *Spatial cognition* & computation, 20(4), 281 305.
- Frame, M. E., Schwing, M., Johnston, S., & Curtis, E. (2023). Route planning decisions: evaluating reliance on spatial heuristics under risk. *Spatial Cognition & Computation*, 23(1), 57 82.
- Frankenstein, J., Mohler, B. J., Bülthoff, H. H., & Meilinger, T. (2012). Is the map in our head oriented north?

 *Psychological science, 23(2), 120 125.
- Gärling, T., Böök, A., Lindberg, E., & Nilsson, T. (1981). Memory for the spatial layout of the everyday physical environment: Factors affecting rate of acquisition. *Journal of Environmental Psychology*, 1(4), 263 277.
- Gardenfors, P. (2004). Conceptual spaces: The geometry of thought. MIT press.
- Gallistel, C. R. (1989). Animal cognition: the representation of space, time and number. *Annual Review of Psychology*, 40, 155 189.
- Gao, B., Chen, Z., Chen, X., Tu, H., & Huang, F. (2021). The effects of audiovisual landmarks on spatial learning and recalling for image browsing interface in virtual environments. *Journal of Systems Architecture*, 117, 102096.
- Gramann, K., Hohlefeld, F. U., Gehrke, L., & Klug, M. (2021). Human cortical dynamics during full-body heading changes. *Scientific Reports*, 11(1), 18186.
- Grillini, A., Renken, R. J., & Cornelissen, F. W. (2019). Attentional modulation of visual spatial integration:

- Psychophysical evidence supported by population coding modeling. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 31(9), 1329 1342.
- Hafting, T., Fyhn, M., Molden, S., Moser, M. B., & Moser, E. I. (2005). Microstructure of a spatial map in the entorhinal cortex. *Nature*, 436(7052), 801 806.
- Hersh, M. (2020). Mental maps and the use of sensory information by blind and partially sighted people. *ACM Transactions on Accessible Computing*, 13(2), 1 32.
- Hao, X., Yuan, Z., Lin, S., Kong, X., Song, Y., & Liu, J. (2022). Different behavioral and learning effects between using boundary and landmark cues during spatial navigation. *Current Psychology*, 42(27), 23301 23312.
- Howard, L. R., Javadi, A. H., Yu, Y., Mill, R. D., Morrison, L. C., Knight, R., ... & Spiers, H. J. (2014). The hippocampus and entorhinal cortex encode the path and Euclidean distances to goals during navigation.

 *Current Biology, 24(12), 1331 1340.
- Ishikawa, T., & Montello, D. R. (2006). Spatial knowledge acquisition from direct experience in the environment:

 Individual differences in the development of metric knowledge and the integration of separately learned places.

 Cognitive Psychology, 52(2), 93 129.
- Ishikawa, T., & Nakamura, U. (2012). Landmark selection in the environment: Relationships with object characteristics and sense of direction. *Spatial Cognition & Computation*, 12(1), 1 22.
- Ishikawa, T., & Zhou, Y. (2020). Improving cognitive mapping by training for people with a poor sense of direction.

 Cognitive Research: Principles and Implications, 5(1), 1 19.
- Jabbari, Y., Kenney, D. M., von Mohrenschildt, M., & Shedden, J. M. (2021). Vestibular cues improve landmark-based route navigation: A simulated driving study. *Memory & Cognition*, 49(8), 1633 1644.
- Jacobs, J., Weidemann, C. T., Miller, J. F., Solway, A., Burke, J. F., Wei, X. X., ... & Kahana, M. J. (2013). Direct recordings of grid-like neuronal activity in human spatial navigation. *Nature neuroscience*, 16(9), 1188 1190.
- Kaski, D., Quadir, S., Nigmatullina, Y., Malhotra, P. A., Bronstein, A. M., & Seemungal, B. M. (2016). Temporoparietal encoding of space and time during vestibular-guided orientation. *Brain*, 139(2), 392 - 403.
- Karim, A. M., Rumalla, K., King, L. A., & Hullar, T. E. (2018). The effect of spatial auditory landmarks on ambulation. *Gait & posture*, 60, 171 174.
- Keshavarzi, S., Velez-Fort, M., & Margrie, T. W. (2023). Cortical integration of vestibular and visual cues for avigation, visual processing, and perception. *Annual Review of Neuroscience*, 46, 301 320.
- Keller, A. M., Taylor, H. A., & Brunyé, T. T. (2020). Uncertainty promotes information-seeking actions, but what

- information? Cognitive Research: Principles and Implications, 5(1), 42.
- Knierim, J. J., & Hamilton, D. A. (2011). Framing spatial cognition: neural representations of proximal and distal frames of reference and their roles in navigation. *Physiological reviews*, 91(4), 1245 1279.
- Kolarik, A. J., Moore, B. C., Zahorik, P., Cirstea, S., & Pardhan, S. (2016). Auditory distance perception in humans: a review of cues, development, neuronal bases, and effects of sensory loss. *Attention, Perception, & Psychophysics*, 78, 373 395.
- Koriat, A. (1997). Monitoring one's own knowledge during study: A cue-utilization approach to judgments of learning. *Journal of experimental psychology: General*, 126(4), 349.
- Lanini-Maggi, S., Ruginski, I., & Fabrikant, S. I. (2021). Improving pedestrians' spatial learning during landmark-based navigation with auditory emotional cues and narrative. *UC Santa Barbara: Center for Spatial Studies*.
- Liu, B. Y., Shan, J. Y., & Gu, Y. (2023). Temporal and spatial properties of vestibular signals for perception of selfmotion. Frontiers in Neurology, 14, 1266513.
- Lu, R., Yu, C., Li, Z., Mou, W., & Li, Z. (2020). Set size effects in spatial updating are independent of the online/offline updating strategy. *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*, 46(9), 901.
- Löwen, H., Krukar, J., & Schwering, A. (2019). Spatial learning with orientation maps: The influence of different environmental features on spatial knowledge acquisition. *ISPRS International Journal of Geo-Information*, 8(3), 149.
- Lynch, K. (1964). The image of the city. MIT press.
- Martolini, C., Cappagli, G., Luparia, A., Signorini, S., & Gori, M. (2020). The impact of vision loss on allocentric spatial coding. *Frontiers in Neuroscience*, 14, 565.
- Macauda, G., Moisa, M., Mast, F. W., Ruff, C. C., Michels, L., & Lenggenhager, B. (2019). Shared neural mechanisms between imagined and perceived egocentric motion A combined GVS and fMRI study. *Cortex,* 119, 20 32.
- Marsh, J. E., Vachon, F., Sörqvist, P., Marsja, E., Röer, J., Richardson, B. H., & Ljungberg, J. K. (2023). Irrelevant changing-state vibrotactile stimuli disrupt verbal serial recall: implications for theories of interference in short-term memory. *Journal of Cognitive Psychology*, 36(1), 78 100.
- Maidenbaum, S., Miller, J., Stein, J. M., & Jacobs, J. (2018). Grid-like hexadirectional modulation of human entorhinal theta oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(42), 10798 10803.
- Mason, L. A., Thomas, A. K., & Taylor, H. A. (2022). On the proposed role of metacognition in environment learning:

- recommendations for research. Cognitive Research: Principles and Implications, 7(1), 104.
- Maguire, E. A., & Mullally, S. L. (2013). The hippocampus: A manifesto for change. *Journal of Experimental Psychology: General*, 142(4), 1180 1189.
- Meyerhoff, H. S., Huff, M., Papenmeier, F., Jahn, G., & Schwan, S. (2011). Continuous visual cues trigger automatic spatial target updating in dynamic scenes. *Cognition*, 121(1), 73 82.
- Meilinger, T., Riecke, B. E., & Bulthoff, H. H. (2014). Local and global reference frames for environmental spaces.

 *Quarterly journal of experimental psychology, 67(3), 542 569.
- Meilinger, T., Strickrodt, M., & Bülthoff, H. H. (2018, September). Spatial survey estimation is incremental and relies on directed memory structures. Paper presented at the meeting of Spatial Cognition XI: 11th International Conference, Spatial Cognition 2018, Proceedings 11 (pp. 27 42), Tübingen, Germany.
- Medendorp, W. P., & Selen, L. J. P. (2017). Vestibular contributions to high-level sensorimotor functions.

 *Neuropsychologia, 105, 144 152.
- Meijer, G. T., Montijn, J. S., Pennartz, C. M. A., & Lansink, C. S. (2017). Audiovisual modulation in mouse primary visual cortex depends on cross-modal stimulus configuration and congruency. *Journal of Neuroscience*, 37(36), 8783 8796.
- Mou, W., McNamara, T. P., Rump, B., & Xiao, C. (2006). Roles of egocentric and allocentric spatial representations in locomotion and reorientation. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition,* 32(6), 1274.
- Nardi, D., Twyman, A. D., Holden, M. P., & Clark, J. M. (2020). Tuning in: can humans use auditory cues for spatial reorientation? *Spatial Cognition & Computation*, 20(2), 83 103.
- Nardi, D., Carpenter, S. E., Johnson, S. R., Gilliland, G. A., Melo, V. L., Pugliese, R., ... & Kelly, D. M. (2022). Spatial reorientation with a geometric array of auditory cues. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 75(2), 362 373.
- Navratilova, Z., & Mcnaughton, B. L. (2014). Models of path integration in the hippocampal complex. In:

 Derdikman, D., Knierim, J. (eds) *Space, Time and Memory in the Hippocampal Formation*. Springer, Vienna.
- Noordzij, M. L., Zuidhoek, S., & Postma, A. (2006). The influence of visual experience on the ability to form spatial mental models based on route and survey descriptions. *Cognition*, 100(2), 321 342.
- Nuhn, E., & Timpf, S. (2018). An overall framework for personalised landmark selection. In: Kiefer, P., Huang, H., Van de Weghe, N., Raubal, M. (eds) *Progress in Location Based Services 2018*. LBS 2018. Lecture Notes in Geoinformation and Cartography. Springer, Cham.

- Ottink, L., Buimer, H., van Raalte, B., Doeller, C. F., van der Geest, T. M., & van Wezel, R. J. A. (2022a). Cognitive map formation supported by auditory, haptic, and multimodal information in persons with blindness.

 *Neuroscience & Biobehavioral Review, 140, 104797.
- Ottink, L., van Raalte, B., Doeller, C. F., Van der Geest, T. M., & Van Wezel, R. J. A. (2022b). Cognitive map formation through tactile map navigation in visually impaired and sighted persons. *Scientific Reports*, 12(1), 11567.
- Park, S. A., Miller, D. S., Nili, H., Ranganath, C., & Boorman, E. D. (2020). Map making: constructing, combining, and inferring on abstract cognitive maps. *Neuron*, 107(6), 1226 1238.
- Pasqualotto, A., & Esenkaya, T. (2016). Sensory substitution: the spatial updating of auditory scenes "Mimics" the spatial updating of visual scenes. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 10, 79.
- Peacock, C. E., & Ekstrom, A. D. (2019). Verbal cues flexibly transform spatial representations in human memory.

 Memory, 27(4), 465 479.
- Peer, M., Brunec, I. K., Newcombe, N. S., & Epstein, R. A. (2021). Structuring knowledge with cognitive maps and cognitive graphs. *Trends in Cognitive Sciences*, 25(1), 37 54.
- Perelman, B. S., Evans III, A. W., & Schaefer, K. E. (2017, September). Mental model consensus and shifts during navigation system-assisted route planning. In *Proceedings of the Human Factors and Ergonomics Society*Annual Meeting (Vol. 61, No. 1, pp. 1183 1187). Sage CA: Los Angeles, CA: SAGE Publications.
- Pitt, B., Carstensen, A., Boni, I., Piantadosi, S. T., & Gibson, E. (2022). Different reference frames on different axes:

 Space and language in indigenous Amazonians. *Science Advances*, 8(47), eabp9814.
- Priestley, J. B., Bowler, J. C., Rolotti, S. V., Fusi, S., & Losonczy, A. (2022). Article Signatures of rapid plasticity in hippocampal CA1 representations during novel experiences. *Neuron*, *110*(12), 1978 1992.
- Raithel, C. U., & Gottfried, J. A. (2021). Using your nose to find your way: Ethological comparisons between human and non-human species. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 128, 766 779.
- Renault, A. G., Auvray, M., Parseihian, G., Miall, R. C., Cole, J., & Sarlegna, F. R. (2018). Does proprioception influence human spatial cognition? A study on individuals with massive deafferentation. Frontiers in Psychology, 9, 1322.
- Santoro, I., Murgia, M., Sors, F., & Agostini, T. (2020). The influence of the encoding modality on spatial navigation for sighted and late-blind people. *Multisensory Research*, 33(4 5), 505 520.
- Sheldon, S., & El-Asmar, N. (2018). The cognitive tools that support mentally constructing event and scene representations. *Memory*, 26(6), 858 868.

- Stensola, H., Stensola, T., Solstad, T., Frøland, K., Moser, M. B., & Moser, E. I. (2012). The entorhinal grid map is discretized. *Nature*, 492(7427), 72 78.
- Sun, C., Yang, W., Martin, J., & Tonegawa, S. (2020). Hippocampal neurons represent events as transferable units of experience. *Nature neuroscience*, 23(5), 651 663.
- Teghil, A., Boccia, M., Bonavita, A., & Guariglia, C. (2019). Temporal features of spatial knowledge: Representing order and duration of topographical information. *Behavioural Brain Research*, *376*, 112218.
- Trettel, S. G., Trimper, J. B., Hwaun, E., Fiete, I. R., & Colgin, L. L. (2019). Grid cell co-activity patterns during sleep reflect spatial overlap of grid fields during active behaviors. *Nature neuroscience*, 22(4), 609 617.
- van Ments, L., & Treur, J. (2021). Reflections on dynamics, adaptation and control: a cognitive architecture for mental models. *Cognitive Systems Research*, 70, 1 9.
- Vercillo, T., & Gori, M. (2016). Blind individuals represent the auditory space in an egocentric rather than allocentric reference frame. *Electronic Imaging*, 28, 1 5.
- Voros, J., Kravets, V., Smith, K., & Clark, T. K. (2024). Humans gradually integrate sudden gain or loss of visual information into spatial orientation perception. *Frontiers in Neuroscience*, 17, 1274949.
- Wunderlich, A., Grieger, S., & Gramann, K. (2023). Landmark information included in turn-by-turn instructions induce incidental acquisition of lasting route knowledge. Spatial Cognition & Computation, 23(1), 31 56.
- Wang, C. H., Monaco, J. D., & Knierim, J. J. (2020). Hippocampal place cells encode local surface-texture boundaries. *Current Biology*, 30(8), 1397 1409.
- Wang, L., Mou, W., & Sun, X. (2014). Development of landmark knowledge at decision points. *Spatial Cognition* & *Computation*, 14(1), 1 17.
- Wang, R. F. (2016). Building a cognitive map by assembling multiple path integration systems. *Psychonomic Bulletin* & *Review*, 23(3), 692 702.
- Wang, R. F., & Spelke, E. S. (2000). Updating egocentric representations in human navigation. *Cognition*, 77(3), 215 250.
- Warren, W. H. (2019). Non-euclidean navigation. *Journal of Experimental Biology*, 222(Suppl_1), jeb187971.
- Weisberg, S. M. (2015). How do (some) people make a cognitive map? Routes, Places, and Working memory.

 *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition, 42(5), 768 785.
- Wiener, J. M., Berthoz, A., & Wolbers, T. (2011). Dissociable cognitive mechanisms underlying human path integration. *Experimental Brain Research*, 208(1), 61 71.
- Widloski, J., & Fiete, I. R. (2014). A model of grid cell development through spatial exploration and spike time-

- dependent plasticity. Neuron, 83(2), 481 495.
- Williams, H. P., Voros, J. L., Merfeld, D. M., Clark, T. K., & Naval Medical Research Unit Dayton University of Colorado Ohio State University. (2021). Extending the observer model for human orientation perception to include in-flight perceptual thresholds. *Naval Medical Research Unit Dayton*.
- Wolbers, T., & Hegarty, M. (2010). What determines our navigational abilities? *Trends in Cognitive Sciences*, 14(3), 138 146.
- Yesiltepe, D., Dalton, R., Ayse O., Dalton, N., Noble, S., Hornberger, M., Coutrot, A. and Spiers, H. (2019, July).

 *Usage of Landmarks in Virtual Environments for Wayfinding: Research on the influence of global landmarks.

 *Paper presented at the meeting of 12SSS 12th International Space Syntax Symposium, Beijing, China.
- Yesiltepe, D., Conroy Dalton, R., & Ozbil Torun, A. (2021). Landmarks in wayfinding: a review of the existing literature. *Cognitive processing*, 22(3), 369 410.
- Zingg, B., Hintiryan, H., Gou, L., Song, M. Y., Bay, M., Bienkowski, M. S., . . . Dong, H. W. (2014). Neural Networks of the Mouse Neocortex. *Cell*, 156(5), 1096 1111.
- Zhong, J. Y., & Kozhevnikov, M. (2016). Relating allocentric and egocentric survey-based representations to the self-reported use of a navigation strategy of egocentric spatial updating. *Journal of Environmental Psychology*, 46, 154 175.

Dynamic processing mechanisms of cognitive maps in navigation in visually cue-restricted environments

Huang Lei^{1,2}, Zhang Junheng^{1,2}, Ji Ming^{1,2}

(1 School of Psychology, Shaanxi Normal University, Xi'an, 710062, China)

(2 Shaanxi Key Laboratory of Behavior and Cognitive Neuroscience, Xi'an, 710062, China)

Abstract: In navigation in visually cue-restricted environments, factors such as blurred visual cues and narrow fields of view can reduce an individual's navigation performance. Cognitive maps, with their flexibility and previewing capabilities, provide support for navigation, ensuring the continuity and accuracy of the process. This study analyzes the components of cognitive maps, reviews related theories, and proposes a two-stage dynamic processing mechanism—construction and updating-correction—that supports individuals' spatial navigation behaviors in navigation in visually cue-restricted environments. During the construction phase, individuals acquire and integrate spatial information through multiple sensory channels to form a cognitive map. In the updating-correction phase, individuals update and correct their spatial mental models and spatial orientation to achieve spatial navigation, all while being regulated by metacognitive monitoring. The dynamic processing mechanism of cognitive maps clarifies how cognitive processes such as reasoning, language, and metacognition support spatial navigation in visually cue-restricted environments. This provides a theoretical foundation for future research on spatial navigation training, human-machine collaborative navigation systems, and other related fields.

Key words: navigation in visually cue-restricted environments, spatial navigation, cognitive map, dynamic processing mechanism

附录

1. Spacecog 大尺度空间认知神经计算模型示例图详解。

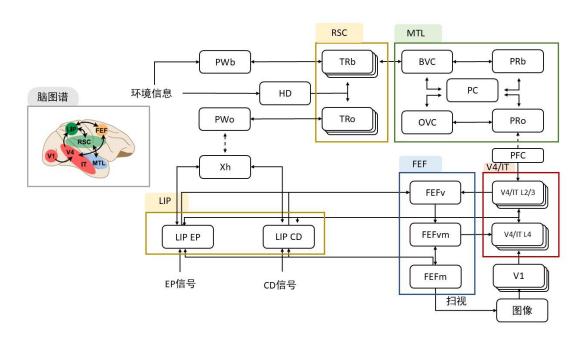


图 2 Spacecog 大尺度空间认知神经计算模型

模型的不同部分基于解剖学约束和功能目的交互作用。其中,模型中的红色和蓝色部分分别涉及物体探测和计划扫视。前额叶皮层(PFC)向 V4/IT 神经元提供基于特征的自上而下偏向,并向内侧颞叶(MTL)中负责空间长期记忆(绿色部分)的 PRo 神经元(海马旁回区域的神经元)提供支持物体识别的相关信息。注意力通过该系统内在再入动态部分产生,但受不同自上而下导向信号的偏向。来自计划扫视(CD)的信息通过 XFEF 发送到顶内沟外侧壁(LIP,黄色),在此通过来自 VR 的眼位置信号(EP)转换为头部参照框架。物体位置信息也在 LIP 中从眼中心参考框架转换为头中心的参考框架,并存储在顶叶优先级地图(Xh)中。这些信息进一步传递到 PW,通过 RSC(黄色)利用头部方向转换为世界中心参考框架。物体位置、物体身份、空间边界以及代理在房间中的位置被编码到 MTL 的记忆中。在再认过程中,来自 MTL 的世界中心参照信息通过 RSC 反馈到 PWo,并进一步传递到 Xh,从那里获取 LIP 和 FEF 作为 V4/IT 中的空间注意信号。如果 FEF 运动细胞(FEFm)的神经活动超过阈值,将触发扫视,并转移到 FEFm 细胞指示的位置。眼睛的移动由影响视觉采样世界输入图像的扫视生成器外部确定。左上方给出了大脑区域的侧视图。未描绘的是 PW,推测位于楔前叶。缩写:V1-初级视皮层,V4- 第四视皮层,IT-内顶叶皮层,PFC-前额叶皮层,FEF-额眼区(具有视觉、视运动、运动细胞特征),LIP-顶内沟外侧壁,EP-眼位,CD-副放电,Xh-顶叶优先级地图,PW-顶叶窗口(物体,边界),HD-头部细胞,RSC-背内侧皮层,TR-脾后变换回路(物体,边界),MTL-内侧颞叶,BVC-边界向量细胞,OVC-物体向量细胞,PR-海马旁回神经元(物体,边界),PC-位置细胞。实线箭头表示完全连接的神经元群体,而虚线箭头表示需要额外(外部)线索连接。